

Estimation de l'effet de deux facteurs limitants (sécheresse et nématodes) sur la fixation de l'azote (C_2H_2) par l'arachide et le soja

J. MEYER (1), G. GERMANI (3), B. DREYFUS (3), H. SAINT-MACARY (4), M. BOUREAU (3), F. GANRY (2) ET Y. DOMMERGUES (3)

Résumé. — On a tenté de quantifier, dans le cas du soja et de l'arachide, l'effet de deux facteurs limitants : sécheresse et attaque de nématodes. En se fondant sur trois postulats résultant d'observations antérieures effectuées au champ, on a proposé un modèle simple permettant de prédire l'effet des deux facteurs limitants considérés. Sur le plan agronomique, les résultats obtenus confirment l'effet défavorable de la sécheresse sur la fixation d'azote et montrent que l'infestation par les nématodes ralentit la fixation d'azote non seulement en réduisant la nodulation, mais aussi en diminuant l'activité spécifique fixatrice d'azote des nodules.

I. — INTRODUCTION

Il est classique d'attribuer l'insuffisance de la fixation de N_2 chez les légumineuses, soit à l'absence dans le sol de la ou des souches de *Rhizobium* spécifique (c'est le cas du soja en Europe), soit à l'inefficacité du système symbiotique (cas du haricot, considéré habituellement comme un système fixateur médiocre). Dans le premier cas, on préconise l'inoculation du sol ou des graines avec la souche spécifique de *Rhizobium*. Dans le deuxième cas, on cultive la légumineuse comme une céréale, c'est-à-dire en lui fournissant l'azote nécessaire sous forme d'engrais.

En réalité, un tel concept est très simpliste. En effet, si une légumineuse donnée, associée à son *Rhizobium* spécifique, peut dans des conditions idéales fixer des quantités considérables d'azote, bien souvent au champ cette même légumineuse fixe médiocrement l'azote. La faible activité fixatrice de N_2 est alors due à l'intervention de facteurs limitants que l'on peut classer en trois catégories :

- facteurs limitants de nature physique et chimique ;
- facteurs limitants de nature biologique, autres que les facteurs limitants de nature microbienne ;
- facteurs limitants de nature microbienne.

Plusieurs revues ont été consacrées à l'effet de ces différents facteurs environnementaux sur la fixation de N_2 [Vincent, 1965 ; Gibson, 1977 ; Dommergues *et al.*, 1979] ; mais nos connaissances actuelles sont de nature qualitative.

L'objet de la présente étude est de tenter de quantifier pour deux légumineuses (soja et arachide) l'effet de deux facteurs limitants dont le rôle est particulièrement important en Afrique de l'Ouest, il s'agit d'une part de l'attaque par des nématodes phytoparasites, et de l'autre de la sécheresse. Nous nous sommes placés dans les cas où les deux facteurs agissent isolément et dans celui où ils agissent simultanément. Pour l'une des deux plantes étudiées (arachide), il nous a paru intéressant de comparer le comportement de plusieurs cultivars (cv).

L'évaluation de la fixation de N_2 a été effectuée en utilisant la méthode de réduction de l'acétylène [Postgate, 1972 ; Hardy *et al.*, 1973 ; Ham, 1977] qui, on le sait, n'est pas exempte de critiques lorsqu'elle est appliquée au champ. Un de ses inconvénients majeurs réside dans le fait que le facteur de conversion (C_2H_2 réduit : N_2 fixé) varie largement autour de sa valeur théorique (3 : 1). D'autre part, l'activité réductrice d'acétylène est très sensible aux perturbations apportées au système racinaire, lors de la mise en incubation de ces racines dans une enceinte fermée. Toutefois, il y a lieu de noter que dans le travail présenté ici il s'agit non pas de chercher à obtenir une évaluation de la fixation réelle de l'azote par la légumineuse, soumise ou non à l'effet de facteurs défavorables, mais à apprécier les effets relatifs de ces facteurs sur la fixation de N_2 .

II. — MATÉRIEL EXPÉRIMENTAL ET MÉTHODOLOGIQUE

1. — Description des parcelles expérimentales d'arachide.

a) Parcelles d'arachide placées dans les conditions suboptimales.

Ces parcelles étaient toutes situées à Patar, à 25 km au Sud de la station I.S.R.A. de Bambey. Le sol correspondant était un sol ferrugineux tropical peu lessivé, dior typique à pH (eau), 5,5-6,0.

La fertilisation a consisté à appliquer 150 kg d'engrais 6-20-10 ; un traitement nématicide a été effectué 22 jours avant le semis par injection de némagon (75 p. 100 de 1,2 dibromo-3-chloropropane) à la dose de 25 l par ha [Germani, 1979]. L'analyse nématologique a montré que le traitement effectué avait été efficace puisque, après ce traitement, le nombre de nématodes était inférieur à 10 unités par dm^3 de sol ou 100 g de racines, ce qui correspond à une éradication très satisfaisante. Le semis a eu lieu le 22 juillet 1977. La pluviométrie a été de 287 mm pendant le cycle cultural.

— Parcelle A1-Patar, cv. 55-437 — ce cv. a un cycle court (90 jours), il résiste bien à la sécheresse ;

(1) Ecole Normale Supérieure, 46, rue d'Ulm Paris (France).

(2) I.R.A.T./I.S.R.A., Bambey (Sénégal).

(3) ORSTOM/C.N.R.S., B. P. 1386, Dakar (Sénégal).

(4) I.R.A.T., B. P. 5035, Montpellier (France).

— *Parcelle A2-Patar*, cv. 28-206 — ce cv. a un cycle de 120 jours et une faible résistance à la sécheresse ;

— *Parcelle A3-Patar*, cv. GH 119-20 — ce cv. a un cycle de 110 jours et une résistance très médiocre à la sécheresse.

b) *Parcelles d'arachide soumises aux facteurs limitants.*

Les parcelles A4, A5, A6 faisaient partie du même dispositif expérimental que les parcelles A1, A2, A3, les dates de semis et traitements ont été identiques. Toutefois, aucun traitement nématicide n'a été effectué. Les nématodes phytopathogènes impliqués appartenaient à l'espèce *Scutellonema cavenessi*.

— *Parcelle A4* — Patar, cv. 55-437 — (même cv. que dans la parcelle 1) ;

— *Parcelle A5* — Patar, cv. 28-206 — (même cv. que dans la parcelle 2) ;

— *Parcelle A6* — Patar, cv. GH 119-20 — (même cv. que la parcelle 3).

2. — Description des parcelles expérimentales de soja.

a) *Parcelle de soja placée dans les conditions suboptimales.*

— *Parcelle S1* — soja, Bel Air, 1977 — cette parcelle était située à la station ORSTOM de Bel Air, Dakar (Sénégal).

Le sol, constitué à partir de sables éoliens récents, a reçu une fumure minérale P et K à la dose de 130 kg/ha de chacun de ces éléments ; pH (eau) : 7,4. Le cv. utilisé était le cv. Jupiter (cycle de 100 jours).

L'inoculation a été effectuée avec une culture de *Rhizobium japonicum* USDA apportée au sol à la dose de $2,5 \times 10^8$ bactéries par graine. Le semis a eu lieu le 1^{er} août 1977. En raison de l'insuffisance des pluies pendant la saison de végétation (72 mm seulement) on a dû irriguer (aspersion) pendant toute la durée du cycle végétatif du soja.

b) *Parcelle soumise aux facteurs limitants.*

— *Parcelle S2* — soja, Bel Air, 1977 — il s'agit d'une parcelle contiguë à la parcelle S1, donc placée dans les mêmes conditions climatiques et édaphiques.

Le cultivar utilisé était également le cv. Jupiter ; mais les plantes ont été l'objet d'attaques importantes de nématodes, essentiellement *Pratylenchus* sp. En outre, l'irrigation a été interrompue volontairement du 56^e au 68^e jour après le semis pour étudier les effets de la sécheresse ainsi provoqués sur la fixation de N_2 .

3. — Détermination des paramètres caractéristiques de la fixation de N_2 .

On a déterminé à des intervalles de temps compris entre 2 et 17 jours, répartis au cours de tout le cycle végétatif, les deux paramètres suivants caractérisant la fixation de N_2 : activité réductrice d'acétylène, poids des nodules.

a) *Activité réductrice d'acétylène.*

On a utilisé la méthode de Hardy *et al.* [1968], modifiée. Aussitôt après la récolte, les systèmes racinaires ont été placés dans les fioles de sérum de 570 ml fermées par un bouchon de caoutchouc.

On a injecté à travers le bouchon 5,0 ml d'acétylène et 0,4 ml de propane (gaz traceur). L'incubation a duré 30

min à la température ambiante (environ 28 °C). Après incubation, on a prélevé un échantillon de l'atmosphère de chaque fiole en utilisant un tube Vacutainer de 10 ml. On a dosé l'éthylène dans l'échantillon avec un chromatographe à ionisation de flamme (Varian aerograph 1200). La colonne en acier inoxydable, 150 × 0,3 cm, était remplie avec un Sphérosyl X OB 80-100 mesh + 10 p. 100 Na_3PO_4 . Les températures de l'injecteur de la colonne et du détecteur étaient respectivement de 105,40 et 180 °C, le flux de N_2 était de 30 ml mn^{-1} , celui de H_2 : 30 ml mn^{-1} , celui de l'air comprimé : 300 ml mn^{-1} .

Toutes les estimations d'activité réductrice d'acétylène ont été effectuées à partir de plantes récoltées entre 11 et 12 h, c'est-à-dire au moment de la journée correspondant à l'activité maximale. Dans le cas de l'arachide, cette période de la journée correspond à une activité maximale. Dans le cas du soja nous avons constaté, à l'instar de Ayanaba et Lawson [1977], que les variations journalières de l'activité réductrice d'acétylène étaient peu marquées, sans que l'on ait pu vérifier si l'absence de variation journalière de cette activité était due aux conditions climatiques (climat tropical) ou à la nature des cultivars étudiés.

L'activité réductrice d'acétylène a été exprimée, soit en micromoles de C_2H_4 par plante et par h (ARAP), soit en micromoles de C_2H_4 par g de nodule sec par heure (ARA spécifique, désignée ici par les initiales SARA).

b) *Poids et humidité des nodules.*

Le poids des nodules a été déterminé après séchage à 60 °C jusqu'à poids constant. L'humidité est désignée dans les calculs par l'abréviation HUMNOD.

4. — Détermination des paramètres caractérisant les deux facteurs limitants étudiés.

a) *Sécheresse.*

Au lieu de prendre en compte l'humidité du sol à différents niveaux du profil du sol, il nous a semblé préférable de déterminer l'humidité du nodule qui intègre, dans une certaine mesure, l'humidité du sol dans le profil [Hume *et al.*, 1976].

b) *Nombre de nématodes.*

Les nématodes ont été extraits des racines dans des asperseurs [Seinhorst, 1950]. Les résultats ont été exprimés en nombre de nématodes par 100 g de racines (poids frais).

III. — PRINCIPE DE LA MODÉLISATION DE L'EFFET DES FACTEURS LIMITANTS

1. — Postulats fondamentaux.

Depuis le développement de l'utilisation de la méthode fondée sur la réduction de l'acétylène, on a publié de nombreuses courbes de variations saisonnières de l'activité réductrice d'acétylène par plante, ou ARAP. L'examen de ces courbes révèle une grande diversité qui résulte, d'une part de différences intrinsèques caractérisant chacun des systèmes fixateurs considérés, d'autre part de l'intervention de facteurs environnementaux qui affectent les systèmes en agissant sur la plante elle-même (notamment le développement et le fonctionnement de son appareil photosynthétique), ou sur le système fixateur (notamment développement et fonctionnement des nodules). Quelques auteurs ont publié des courbes de variations de l'activité réductrice

d'acétylène spécifique, ou SARA, (cf. parag. III.2) au cours du cycle végétatif de la légumineuse.

On pourra consulter à ce sujet les travaux effectués sur le soja par Thibodeau et Jaworski [1975], Hashimoto [1976], Criswell *et al.*, [1977], Germani [1981]. Ces courbes de SARA, ainsi que celles que nous avons obtenues en milieu tropical, indiquent que l'on peut, en première approximation, distinguer trois phases dans la variation de la SARA, au cours du cycle végétatif : 1 — une phase de latence, 2 — une phase de croissance exponentielle souvent très courte (quelques jours), donc difficile à mettre en évidence sauf si les déterminations sont effectuées journellement, 3 — une phase de décroissance plus ou moins irrégulière.

L'analyse de ces courbes de SARA nous a amené à poser un premier postulat qui s'énonce comme suit :

• **1^{er} postulat** : chaque système fixateur « légumineuse + *Rhizobium* » croissant dans les conditions optimales, c'est-à-dire en l'absence de tout facteur limitant, est caractérisé par une courbe de SARA optimale qui dépend uniquement du cultivar de la légumineuse et de la souche de *Rhizobium* associé.

Pour établir la courbe de SARA optimale caractérisant une légumineuse donnée associée à son *Rhizobium* spécifique, il suffit de déterminer à intervalles de temps réguliers au cours du cycle végétatif de cette légumineuse croissant dans les conditions optimales, l'activité réductrice d'acétylène par plante (ARAP) et le poids correspondant des nodules (PNOD). Ces deux séries de données permettent de calculer la SARA qui, par définition, est égale à : ARAP/PNOD. En fait il est souvent très difficile de disposer de parcelles expérimentales placées dans ces conditions optimales car, au champ, il est impossible d'éliminer tous les facteurs susceptibles de limiter l'ARA ; on ne peut donc obtenir que des courbes de SARA suboptimales. De telles courbes ont été établies pour les cultivars suivants :

- Arachide, cv. 55-437 parcelle A1,
- Arachide, cv. 28-206 parcelle A2,
- Arachide, cv. GH 119-20 parcelle A3,
- Soja, cv. Jupiter parcelle S1.

Si la légumineuse est soumise à un facteur limitant, on peut imaginer que l'effet de ce facteur limitant affecte la SARA suivant diverses modalités que l'on peut classer en deux catégories :

1 — l'effet se traduit par une réduction de la SARA selon un facteur de proportionnalité constant ; 2 — la relation qui décrit cet effet est plus complexe.

Dans le cas où l'on a affaire à un facteur limitant de type « attaque de pathogènes du sol (par exemple, nématodes) », on peut admettre que cet effet se manifeste suivant la première modalité dès que la population de pathogènes dans le sol atteint un certain seuil. Dans un tel cas on est amené à poser le postulat suivant :

• **2^e postulat** : l'infestation des racines par les nématodes réduit la SARA selon un facteur de proportionnalité K qu'on admet être constant et par conséquent indépendant du nombre de nématodes, à condition bien entendu que leur nombre atteigne un seuil minimum.

Dans le cas où c'est la sécheresse (mesurée par l'humidité des nodules) qui intervient, on sait que cette action est progressive et il est nécessaire, dans le cadre d'une expérimentation préliminaire de déterminer la relation liant la SARA et l'humidité du nodule. L'établissement de cette relation est fondé sur le principe exposé par Paltridge [1970] et adapté par Balandreau et Ducerf [1980] au cas de l'activité réductrice d'acétylène. Ce principe nous conduit à énoncer un dernier postulat :

• **3^e postulat** : la relation décrivant l'influence du facteur limitant « humidité des nodules (HUMNOD) » sur la SARA est donnée par la courbe enveloppe des points obtenus sur un graphique à deux dimensions dont l'abscisse correspond aux valeurs croissantes de l'humidité des nodules et l'ordonnée aux valeurs observées *in situ* de la SARA exprimée en pourcentage de sa valeur optimale.

2. — Formalisation et utilisation du modèle proposé.

Les trois postulats précédents donnent lieu à la formalisation mathématique suivante :

$$\text{ARAPC}_a = K \cdot F(\text{HUMNOD}_a) \cdot \text{PNOD}_a \cdot \text{SARA}_a$$

a : âge de la plante

K : facteur de proportionnalité lié à la présence ou à l'absence des nématodes

F (HUMNOD) : facteur limitant lié à l'humidité des nodules

PNOD : poids des nodules

SARA : activité réductrice d'acétylène spécifique (en conditions optimales ou suboptimales)

ARAPC : activité réductrice d'acétylène pour la plante soumise aux facteurs limitants, valeur calculée.

Par l'utilisation d'une telle formule, il est possible de calculer l'ARAP à tout âge, pour une plante donnée soumise aux facteurs limitants « nématodes » et « humidité des nodules », à partir des valeurs de SARA et de F données par les tableaux I et II d'une part, et des valeurs respectives de l'humidité et du poids des nodules mesurées sur la plante soumise à ces facteurs limitants d'autre part (tabl. III, IV).

La valeur du coefficient K, quant à elle, n'est pas accessible à la mesure. Aussi doit-elle être estimée de la manière la plus raisonnable possible, par exemple en la choisissant de façon à minimiser, sur la durée de vie entière de la plante, l'écart entre les valeurs de l'ARAP calculées au moyen de la formule précédente (ARAPC) et les valeurs de l'ARAP réellement observées (ARAPO). C'est cette solution qui a été choisie ici.

En l'absence des nématodes et du fait que, par définition, $\text{SARA} = \text{ARAP}/\text{PNOD}$, il est clair qu'une telle estimation doit conduire à une valeur de K voisine de 1 si les effets liés à l'humidité des nodules sont correctement pris en compte dans le modèle et si la loi de variation de la SARA optimale moyenne utilisée dans le modèle s'applique bien à chaque cas particulier. En d'autres termes, les

TABLEAU I. — SARA suboptimale en fonction de l'âge de l'arachide

Age	cv. 55-437	cv. 28-206	cv. GH 119-20
(jours)			
0	0	0	0
20	0	0	0
25	10	10	10
30	300	300	300
40	400	400	400
60	100	45	70
75	20	—	100
91	1	—	—
110	—	1	1

Le tiret — correspond aux valeurs non déterminées. La SARA est exprimée en micromoles d'acétylène réduit par g de nodules secs/heure.

TABLEAU II. — SARA suboptimale en fonction de l'âge du soja, cv. Jupiter

Age (jours)	SARA suboptimale	Age (jours)	SARA suboptimale
22	120	62	53
25	—	65	86
29	119	68	73
32	—	72	32
36	167	75	137
39	201	79	62
43	122	82	54
47	73	86	64
51	184	89	41
54	151	94	45
58	116	97	9
		100	2

La SARA est exprimée en micromoles C_2H_4 par g de nodules secs/heure. On a éliminé deux valeurs exceptionnellement élevées correspondant aux 25^e et 32^e jours.

écarts de K par rapport à la valeur théorique $K = 1,0$ permettent d'estimer la pertinence du modèle lorsqu'il s'applique à des plantes poussant en l'absence de nématodes. Si le modèle est pertinent, l'étude de K renseigne sur l'action des nématodes lorsque la plante pousse en leur présence.

Les calculs correspondants ont été réalisés sur ordinateur, au moyen du langage de simulation CSMP [Speckhart et Green, 1976] et de l'algorithme de minimisation d'une fonction de plusieurs variables décrit par Powell [1964], selon une méthode classique que l'on trouve décrite dans Radford [1972].

TABLEAU IV. — Soja (cv. Jupiter) soumis à l'intervention des facteurs limitants : nématodes et sécheresse (Parcelle S2)

Age de la plante (jours)	ARAPO	PNOD	HUMNOD
18	0,1	0	—
22	0,2	4	—
25	0,4	0	—
29	0,5	6	—
32	1,2	2	364
36	8,9	88	398
39	20,8	172	324
43	15,5	125	311
47	15,0	192	331
51	19,6	267	309
54	23,5	267	343
58	38,9	567	318
62	12,7	588	263
65	25,4	653	297
68	2,6	494	203
72	26,2	668	291
75	56,6	1 097	275
79	50,7	694	286
82	34,9	464	366
86	18,7	476	285
89	75,0	1 200	325
94	39,0	1 064	302
97	39,9	980	302
100	5,7	574	249

Les unités sont définies au tableau III.

TABLEAU III. — Arachide soumise à l'intervention du facteur limitant : nématodes (Parcelles A4, A5, A6)

Parcelles	Age de la plante (jours)	ARAPO	PNOD	HUMNOD	Nombre de nématodes
Parcelle A4 (cv. 55-437)	45	2,7	20	225	18 900
	60	3,9	92	296	33 400
	75	1,2	45	181	20 800
	91	0,4	77	249	9 300
Parcelle A5 (cv. 28-206)	45	23,3	85	227	20 300
	60	9,7	143	256	15 700
	75	9,8	154	229	8 100
	91	2,3	95	199	3 700
	103	0,3	148	156	6 200
	111	0,4	123	138	1 600
Parcelle A6 (cv. GH 119-20)	45	9,3	52	281	13 700
	60	6,0	94	298	26 100
	75	11,2	134	230	7 800
	91	3,3	170	236	5 500
	103	0,5	182	177	6 500
	111	0,3	266	136	2 500

ARAPO, exprimé en micromoles par plante/heure.

PNOD, exprimé en mg (poids sec) de nodules/plante.

HUMNOD, humidité exprimée en pour cent par rapport au poids de nodules secs.

Nombre de nématodes, exprimé en unités par 100 g de racines (poids frais).

IV. — DONNÉES

1. — SARA optimale.

Les tableaux I et II établis à partir des parcelles placées dans les conditions suboptimales fournissent les indications permettant la construction des courbes de SARA optimale pour les plantes étudiées : arachide cv. 55-437, 28-206, GH 119-20, soja cv. Jupiter.

A titre d'exemple indiquons ici que, dans le programme CSMP, l'instruction pour l'arachide cv. GH 119-20 est de la forme suivante :

Function SAR = (0., 0.), (20., 0.), (25., 10.), (30., 300.), (40., 400.), (60., 70.), (75., 100.), (110., 1.).

2. — Influence de l'humidité des nodules sur la SARA.

La figure 1 montre comment a été construite la courbe enveloppe décrivant l'effet de l'humidité du nodule sur la SARA du soja cv. Jupiter exprimée en pourcentage de la SARA maximale. Dans le programme CSMP, l'instruction correspondante est de la forme :

Function FH = (0., 0.), (210., 0.), (265., 0.5), (400., 1.).

Pour le cas de l'arachide (quel que soit le cv. considéré), l'instruction correspondante est de la forme :

Function FH = (0., 0.), (50., 0.), (150., 0.7), (250., 1.).

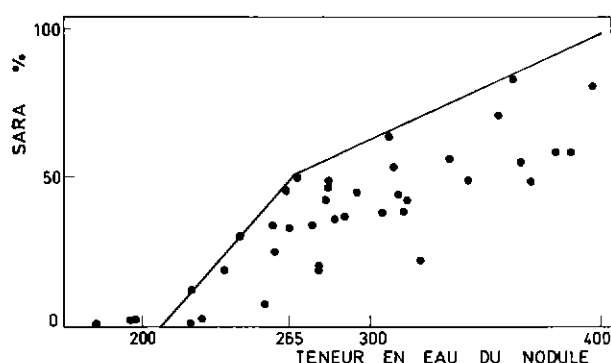


FIG. 1. — Courbe enveloppe décrivant l'effet de l'humidité du nodule sur la fixation de N_2 mesurée par l'activité réductrice d'acétylène spécifique (SARA) exprimée en pour cent de la SARA maximale.

3. — Données concernant les parcelles soumises aux facteurs limitants.

Les données concernant l'ARAP observée (ARAP_O), PNOD, HUMNOD et le nombre de nématodes dans le cas des plantes soumises au facteur limitant « nématode » (arachide cv. 55-437, 28-206, GH 119-20) figurent au tableau III.

Les données correspondant aux plantes soumises au seul effet de la sécheresse font l'objet du tableau IV (arachide cv. 57-422). Les données correspondant aux plantes soumises simultanément aux deux facteurs limitants figurent au tableau V (soja cv. Jupiter).

V. — APPLICATION AU CAS DE L'INTERVENTION DU FACTEUR LIMITANT : NÉMATODE

1. — Cas du cv. 55-437.

Arachide poussant dans les conditions suboptimales. En se fondant sur les données figurant au tableau I (arachide poussant dans les conditions suboptimales, plus précisément en l'absence de nématodes puisque le sol a été traité au nématicide), on a calculé la courbe d'ARAP correspondante (Fig. 2, SC). Le fait que le coefficient K d'ajustement de la courbe d'ARAP calculée (Fig. 2, SC) à la courbe d'ARAP observée (Fig. 2, SO) soit trouvé égal à 1 par le calcul et la bonne concordance entre ces courbes indiquent que le principe de la modélisation est correct.

Arachide soumise au facteur limitant nématode. En se fondant sur les données figurant au tableau III (arachide non traitée au nématicide, c'est-à-dire soumise au facteur limitant « nématode »), on a calculé la courbe ARAP correspondante (Fig. 2, FC), qui est très comparable à la courbe d'ARAP observée (Fig. 2, FO). Le coefficient K d'ajustement est égal à 0,36. Ce coefficient qui mesure ici l'effet dépressif des nématodes sur la SARA indique que, pour le cv. considéré (cv. 55-437) cet effet est très marqué.

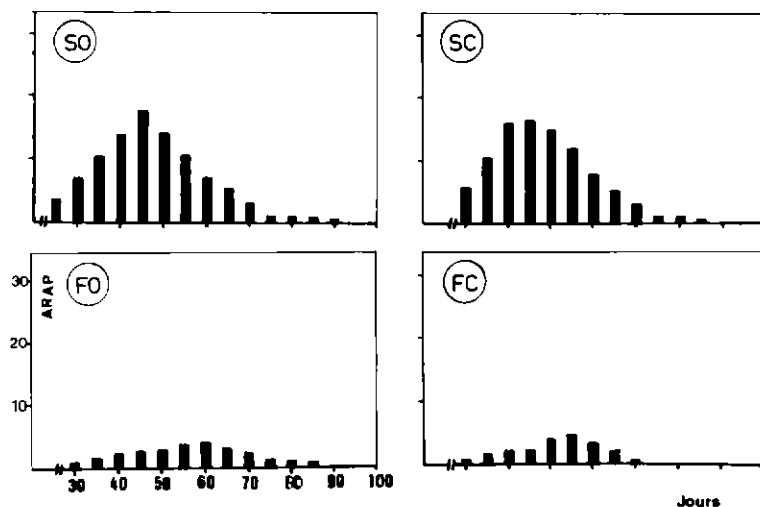
2. — Cas du cv. 28-206.

Les quatre graphiques de la figure 3 sont les homologues des graphiques de la figure 2, mais correspondent au cv. 28-206. Dans le cas de l'arachide poussant dans les conditions suboptimales, le coefficient K est égal à 1,03. Le coefficient K correspondant à la présence des nématodes est égal à 0,9, ce qui indique que l'effet dépressif des nématodes sur la SARA du cv. 28-206 a été minime.

FIG. 2. — Variations, au cours du cycle végétatif de l'arachide cv. 55-437, de la fixation de N_2 mesurée par l'activité réductrice d'acétylène exprimée en micromoles de C_2H_4 /plante/h (ARAP).

En haut : légumineuse poussant dans les conditions suboptimales, c'est-à-dire en l'absence d'infestation de nématodes. SO : courbe d'ARAP observée, SC : courbe d'ARAP calculée.

En bas : légumineuse soumise au facteur limitant « nématodes » FO : courbe d'ARAP observée ; FC : courbe d'ARAP calculée.



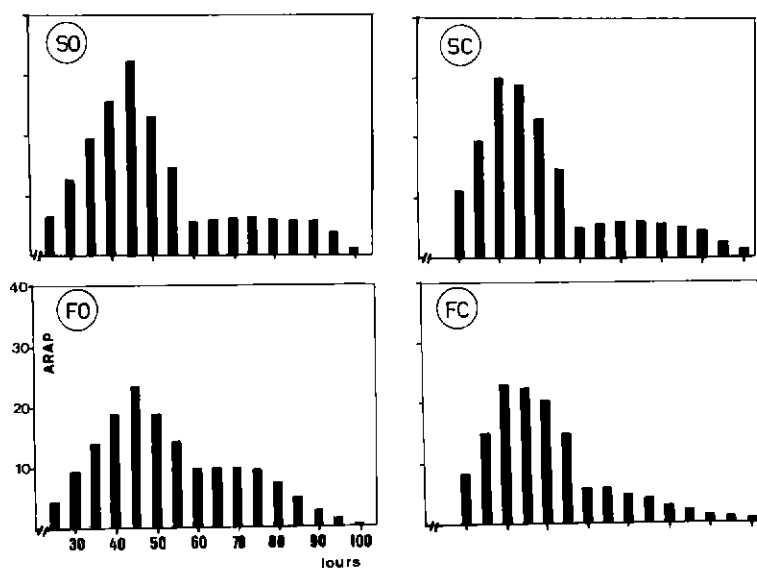


FIG. 3. — Variations, au cours du cycle végétatif de l'arachide cv. 28-206, de la fixation de N_2 mesurée par l'activité réductrice d'acétylène exprimée en micromoles de C_2H_4 par plante et par h (ARAP). Pour la signification des lettres SO, SC, FC, FO, se reporter à la figure 2.

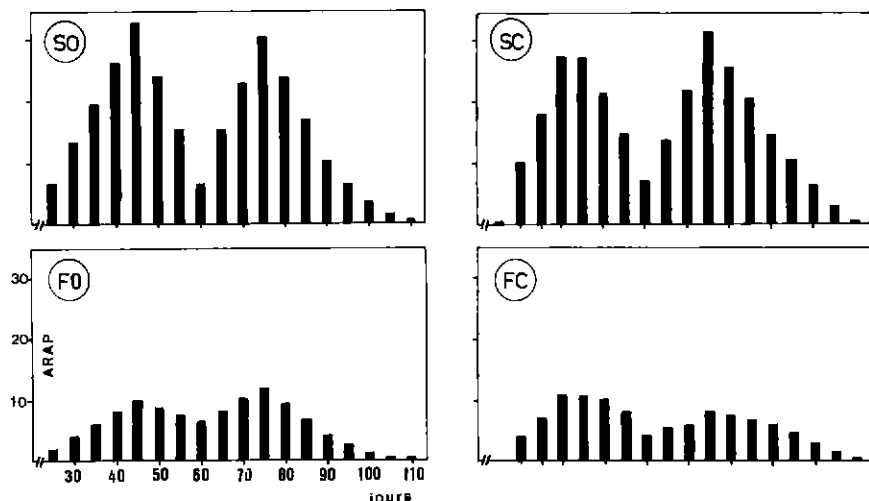


FIG. 4. — Variations, au cours du cycle végétatif de l'arachide GH 119-20, de la fixation de N_2 mesurée par l'activité réductrice d'acétylène exprimée en micromoles de C_2H_4 par plante et par h (ARAP). Pour la signification des lettres SO, SC, FO, FC, se reporter à la figure 2.

3. — Cas du cv. GH 119-20.

Les quatre graphiques de la figure 4 sont les homologues des graphiques de la figure 2 mais correspondent au cv. GH 119-20. Dans le cas de l'arachide poussant dans les conditions suboptimales, le coefficient K est égal à 1,0. Le coefficient K correspondant à la présence des nématodes est égal à 0,6, ce qui indique que l'effet dépressif dû aux nématodes sur la SARA du cv. GH 119-20 a été assez important.

VI. — APPLICATION AU CAS DE L'INTERVENTION SIMULTANÉE DE DEUX FACTEURS LIMITANTS : NÉMATODES ET SÉCHERESSE

Soja poussant dans les conditions suboptimales.

En se fondant sur les données du tableau II (soja poussant dans les conditions suboptimales), on a calculé la courbe ARAP correspondante (Fig. 5, SC). Le coefficient K de la courbe d'ARAP calculée (Fig. 5, SC) à la courbe d'ARAP observée (Fig. 5 SO) est égal à 1,2, ce qui indique un ajustement assez satisfaisant bien que moins bon que l'ajustement obtenu dans le cas de l'arachide.

Soja soumis aux facteurs limitants.

En se fondant sur les données figurant au tableau IV, on a calculé la courbe ARAP correspondante (Fig. 5, FC) qui est assez semblable à la courbe ARA observée (Fig. 5, FO), ce qui indique que la modélisation a été satisfaisante.

Le coefficient K d'ajustement de la courbe ARAP calculée en présence des facteurs limitants (Fig. 5 FC) à la courbe d'ARAP observée dans les conditions suboptimales (Fig. 5, FO) est égal à 0,11, ce qui indique soit que le facteur limitant lié à la sécheresse est mal pris en compte dans le modèle, soit — si ce premier facteur est correctement modélisé — que l'effet dépressif lié aux nématodes est important.

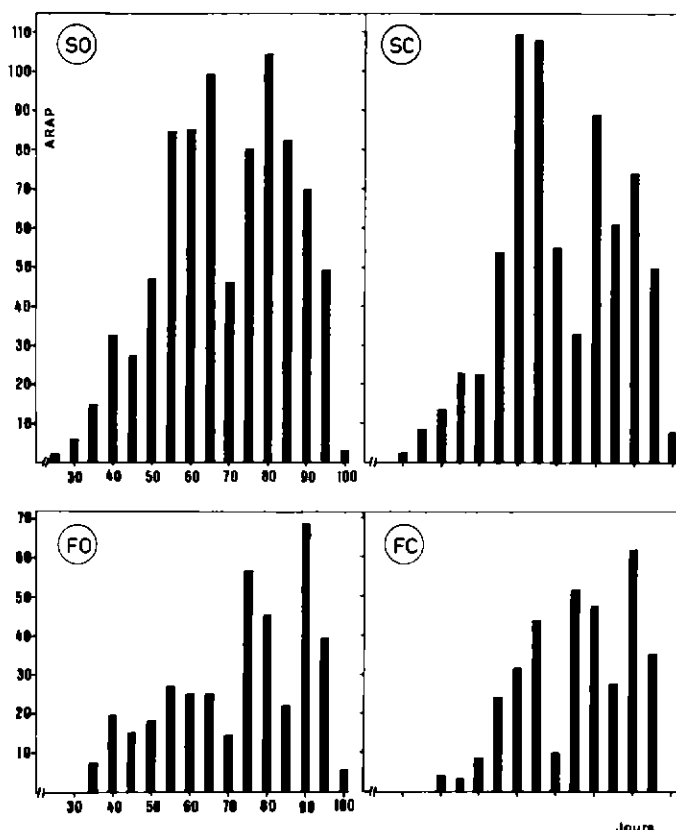
CONCLUSION

Les résultats obtenus présentent un double intérêt. Sur ce plan de la modélisation il apparaît possible de prévoir l'effet de facteurs limitants sur la fixation de N_2 (mesurée par la réduction d'acétylène), ces facteurs pouvant agir suivant une loi simple (c'est le cas des nématodes et vraisemblablement de tous les pathogènes), ou plus complexe (c'est le cas de l'humidité, et probablement de différents facteurs

FIG. 5. — Variations, au cours du cycle végétatif du soja cv. Jupiter, de la fixation de N_2 mesurée par l'activité réductrice d'acétylène exprimée en micromoles de C_2H_4 par plante et par h (ARAP).

En haut : légumineuse poussant dans les conditions suboptimales c'est-à-dire en l'absence de nématodes et avec une irrigation suffisante. SO : courbe d'ARAP observée ; SC : courbe d'ARAP calculée.

En bas : légumineuse soumise à deux facteurs limitants : « nématodes et sécheresse ». FO : courbe d'ARAP observée ; FC : courbe d'ARAP calculée.



limitants de nature chimique, tels que la teneur du sol en éléments fertilisants). Il est évident que le modèle prédictif présenté ici est insuffisant car il s'applique à une évaluation indirecte de la fixation de N_2 (méthode de réduction de l'acétylène) ; mais les résultats obtenus indiquent que son emploi pourrait permettre de faire progresser la méthodologie d'évaluation au champ de la fixation de N_2 .

Sur le plan agronomique les résultats obtenus confirment des faits déjà établis en apportant des informations nouvelles concernant l'effet de deux facteurs limitants majeurs en zone tropicale semi-aride.

Le ralentissement de la fixation de N_2 , consécutif à la sécheresse, a été déjà signalé par plusieurs auteurs dont Sprent [1972] et Pankhurst et Sprent [1975]. Mais, dans les conditions de nos observations, cet effet a paru moins marqué que celui des attaques de nématodes.

La réduction de la fixation de N_2 consécutif à l'attaque des nématodes pathogènes a déjà été signalée [Epps et Chambers, 1962 ; Vest *et al.*, 1973 ; Good, 1973 ; Germani et Dhéry, 1973 ; Gibson, 1977] ; mais on est mal renseigné sur l'importance de cet effet dépressif et sur les modalités de l'action du pathogène. Les résultats obtenus ici montrent que l'importance de la réduction de la fixation de N_2 par une légumineuse consécutif à l'infestation par les nématodes pathogènes peut être considérable. Cet effet néfaste se manifeste à deux niveaux : 1 — au niveau du nombre des nodules, 2 — au niveau de l'activité spécifique fixatrice de N_2 des nodules (mesurée par la SARA). L'effet dépressif de l'attaque des nématodes sur la SARA est mesuré par le coefficient K dans le cas des arachides des parcelles A4, A5, A6, puisque le seul facteur limitant intervenant est le facteur « nématode ». Le tableau V met en évidence des différences de comportement très marquées entre les trois cultivars d'arachide, la SARA du cultivar 28-

TABLEAU V. — Valeur du coefficient K et poids des nodules (PNOD) et fixation d'azote par plante intégrée sur toute la saison de végétation (ARAPI) des arachides infestées par les nématodes exprimés en pourcentage par rapport aux arachides non infestées

	cv. 55-437	cv. 28-206	cv. GH 119-20
K	0,36	0,90	0,60
PNOD p. 100	42	32	44
ARAPI p. 100	27	80	37

206 ($K = 0,90$) étant beaucoup moins affectée que la SARA du cultivar 55-437 ($K = 0,36$).

L'effet de l'attaque des nématodes sur la nodulation est sensiblement le même quel que soit le cultivar considéré, puisque le poids des nodules des plantes infestées représente sensiblement le même pourcentage du poids des plantes non infestées (32-44 p. 100).

L'effet dépressif de l'attaque des nématodes sur la fixation de N_2 mesurée par l'ARAP intégrée (ARAPI) sur toute la saison de végétation ressort du tableau VI où l'on a exprimé l'ARAPI des plantes infestées en pourcentage de l'ARAPI des plantes non infestées. Dans ce cas les différences de comportement entre les cultivars sont très marquées ; le cultivar 28-206 étant moins sensible que les deux autres. Ces résultats montrent clairement qu'il existe des possibilités intéressantes d'amélioration de la fixation de N_2 par sélection de la plante hôte. Mais contrairement à ce que l'on admet en général (cf. par ex. Summerfield *et al.* 1978) ; cette sélection doit tenir compte de l'aptitude de la plante hôte non seulement à fixer N_2 mais aussi à résister aux attaques de nématodes.

RÉFÉRENCES

- [1] AYANABA A. and LAWSON T. L. (1977). — Diurnal changes in acetylene reduction in field-grown cowpeas and soybeans. *Soil Biol. Biochem.*, 9, p. 125-129.
- [2] BALANDREAU J. and DUCERF P. (1980). — Analysis of factors limiting nitrogenase (C_2H_4) activity in the field. In : *Nitrogen Fixation* (E. Newton and W. H. Orme-Johnson Eds). University Press, Baltimore, p. 229-242.
- [3] CRISWELL J. G., HAVELKA U. D., QUEBEDEAUX B. and HARDY R. W. F. (1977). — Effect of Rhizosphere pO_2 on Nitrogen Fixation by Excised and Intact Nodulated Soybean Roots. *Crop Sci.*, 17, p. 39-43.
- [4] DOMMERGUES Y. R., DIEM H. G., GANRY F. (1979). — The effect of soil microorganisms on plant productivity. In : *Soil Research in Agroforestry* (H. O. Mongi and P. A. Huxley Eds.) ICRAF, Nairobi, March 1979, p. 205-241.
- [5] EPPS J. M. and CHAMBERS A. Y. (1962). — Nematode inhibits nodules on soybeans. *Crop Soils*, 15, 18.
- [6] GERMANI G. (1979). — Action directe et rémanente d'un traitement nématicide du sol sur 3 cultivars d'arachide au Sénégal. *Oléagineux*, 34, N° 8-9, p. 399-404.
- [7] GERMANI G. (1981). — Etude au champ de l'évolution des populations du nématode *Scutellonema cavenessii* et de la cinétique de la fixation de N_2 sur trois cultivars d'arachide. *Oléagineux*, 36, N° 5, p. 247-249.
- [8] GERMANI G., DHERY M. (1973). — Observations et expérimentations concernant le rôle des nématodes dans deux affections de l'arachide en Haute-Volta : la chlorose et le clump. *Oléagineux*, 28, N° 5, p. 235-242.
- [9] GIBSON A. H. (1977). — The influence of the environment and managerial practices on the legume-Rhizobium symbiosis. In : *A treatise on dinitrogen fixation*, Section IV, Agronomy and Ecology (R. W. F. Hardy and A. H. Gibson Eds.), John Wiley & Sons, New York, p. 393-450.
- [10] GOOD J. M. (1973). — Nematodes. In : *Soybeans : Improvement, Production, and Uses*. (B. E. Caldwell Ed.) American Society of Agronomy, Madison, Wisconsin, p. 527-543.
- [11] HAM (1977). — The acetylene-ethylene assay and other measures of nitrogen fixation in field experiments. In : *Biological nitrogen fixation in farming systems of the tropics*. (A. Ayanaba and P. J. Dart Eds.) p. 325-336.
- [12] HARDY R. W. F., HOLSTEN R. D., JACKSON E. K. and BURNS R. C. (1968). — The acetylene-ethylene assay for N_2 fixation : laboratory and field evaluation. *Plant Physiol.*, 43, p. 1185-1207.
- [13] HARDY R. W. F., BURNS R. C., HOLSTEN R. D. (1973). — Applications of the acetylene-ethylene assay for measurement of nitrogen fixation. *Soil. Biol. Biochem.*, 5, p. 47-81.
- [14] HASHIMOTO K. (1976). — The significance of nitrogen nutrition to the seed yield and its relating characters of soybeans. *Res. Bull. Hokkaido Nat. Agric. Exp.*, 114, p. 1-87.
- [15] HUME D. J., CRISWELL J. G., STEVENSON K. R. (1976). — Effects of soil moisture around nodules on nitrogen fixation by well watered soybean. *J. Plant Sci.*, 56, p. 811-815.
- [16] PALTRIDGE G. W. (1970). — A model of a growing pasture. *Agr. Meteorol.*, 7, p. 93-130.
- [17] PANKHURST C. E. and SPRENT J. I. (1975). — Effects of water stress on the respiratory and nitrogen-fixing activity of soybean root nodules. *J. Exp. Bot.*, 26, p. 287-304.
- [18] POSTGATE J. R. (1972). — The acetylene reduction test for nitrogen fixation. In : *Methods in Microbiology* (J. R. Norris and D. W. Ribbons Eds.), 6B, p. 343-356.
- [19] POWELL M. J. (1964). — An efficient method for finding the minimum of a function of several variables without calculating derivatives. *Computer Journal*, 7, p. 155-161.
- [20] RADFORD P. J. (1972). — The simulation language as an aid to ecological modelling. In : *Mathematical models in ecology*. (J. N. Jeffers Ed.) Blackwell, Oxford, p. 277-295.
- [21] SEINHORST J. W. (1950). — De betekenis van de grond voor het optreden van aanstasting door het stengelaaltje (*Ditylenchus dipsaci* (Kühn) Filipjev) — *Tijdschr. Pl. Ziekt.*, 56, p. 291-349.
- [22] SPECKHART F. H. and GREEN W. L. (1976). — *A guide to using CSMP. The continuous system modeling program*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs. 325 p.
- [23] SPRENT J. I. (1972). — Effects of water stress on nitrogen-fixing root nodules. II. Effects on whole plants of *Vicia faba* and *Glycine max*. *New Phytol.*, 71, p. 603-611.
- [24] SUMMERFIELD R. J., MINCHIN F. R. and ROBERTS E. H. (1978). — Realisation of yield potential in soybean. In : *Proc. BCPC/BPGRC. Opportunities for Chemical Plant Growth Regulation*, p. 125-134.
- [25] THIBODEAU P. S. and JAWORSKI E. G. (1975). — Patterns of nitrogen utilization in the soybean. *Planta (Berl.)*, 127, p. 133-147.
- [26] VEST G., WEBER D. F. and SLOGER C. (1973). — Nodulation and nitrogen fixation. In : *Soybeans : Improvement, Production, and Uses*. (B. E. Caldwell Ed.) Amer. Society of Agronomy, Madison, Wisconsin, p. 353-390.
- [27] VINCENT J. M. (1965). — Environmental factors in the fixation of nitrogen by the legume. In : *Soil Nitrogen* (W. V. Bartholomew and F. E. Clark Eds.) Amer. Soc. Agronomy, Madison, p. 384-435.

SUMMARY

Estimate of the effect of two limiting factors (drought and nematodes) on nitrogen fixation (C_2H_4) by groundnut and soya.

J. MEYER, G. GERMANI, B. DREYFUS, H. SAINT-MACARY, M. BOUREAU, F. GANRY, Y. DOMMERGUES, *Oléagineux*, 1982, 37, N° 3, p. 127-134.

An attempt has been made to quantify the effect of two limiting factors in groundnut and soya : drought and nematode attacks. On the basis of three postulates resulting from previous observations in the field, a simple model has been proposed making it possible to predict the effect of these two factors. On the agronomic plane, the results obtained confirm the unfavourable effect of drought on nitrogen fixation and show that nematode infestation slows down fixation, not only by reducing nodulation but also by diminishing the specific nitrogen-fixing activity of the nodules.

RESUMEN

Estimación del efecto de 2 limitantes (sequía y nemátodos) en la fijación del nitrógeno (C_2H_4) por el maní y la soja.

J. MEYER, G. GERMANI, B. DREYFUS, H. SAINT-MACARY, M. BOUREAU, F. GANRY, Y. DOMMERGUES, *Oléagineux*, 1982, 37, N° 3, p. 127-134.

Se intentó cuantificar, en el caso de la soja y del maní, el efecto de dos limitantes, que son la sequía y los ataques de nemátodos. Fundándose en tres postulados resultantes de observaciones anteriores efectuadas en el campo, se propuso un modelo sencillo que permite predecir el efecto de los dos limitantes considerados. Al nivel agronómico, los resultados obtenidos confirman el efecto desfavorable de la sequía en la fijación de nitrógeno, y muestran que la infestación por los nemátodos modera la fijación por de nitrógeno, no sólo reduciendo la nodulación, sino también disminuyendo la actividad específica fijadora de nitrógeno de los nódulos.